



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Latencia para encontrar comida del pez nativo *Skiffia bilineata* en un gradiente de temperatura y diferentes contextos sociales

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
(LIMNOLOGIA)

PRESENTA:

ABIGAIL SANTIAGO ARELLANO

TUTOR PRINCIPAL:

DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

DR. JAVIER ALCOGER DURAND

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM,
MORELIA

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., FEBRERO 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Latencia para encontrar comida del pez nativo *Skiffia bilineata* en un gradiente de temperatura y diferentes contextos sociales

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
Abigail Santiago Arellano**

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:
Dra. Morelia Camacho Cervantes
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Ciudad Universitaria

COMITÉ TUTOR:
Dr. Javier Alcocer Durand
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
Dr. Erick de la Barrera Montpellier
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, Morelia.

MÉXICO, CD. MX., FEBRERO, 2023

Agradecimientos

- Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por permitirme relizar mi proyecto de investigación en el marco de su programa de estudios.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada, para la realización de estudios de maestría con el apoyo No. 800097.
- Al proyecto PAPIIT-DGAPA-UNAM (IA201722) otorgado a la Dra. Morelia Camacho Cervantes.
- A mi Tutora, la Dra. Morelia Camacho Cervantes, por guiarme en el proceso del desarrollo de la tesis, por compartir su conocimiento y entusiasmo por la ciencia, por ser incondicional y paciente al momento de resolver mis dudas y especialmente por confiar en mi y enfrentarme siempre a nuevos y desafiantes retos.
- A mi comité tutor: Dr. Erick de la Barrera Montppellier y Dr. Javier Alcocer Durand por sus valiosas aportaciones, guía, preguntas y acompañamiento en el desarrollo de mi tesis.
- A mi compañeros de laboratorio por su ayuda en el mantenimiento del acuario y especialmente a Dariana por su compromiso y apoyo durante la fase experimental, a Sebastián por leer, discutir y comentar mi tesis además de ser mi compañero de aventura.
- A mi familia y amigos por su apoyo incondicional en cada meta propuesta, principalmente a mis papás por asegurarse de que tuviera lo necesario para dedicar el 100% de mi tiempo al desarrollo de mi maestría, por siempre alentarme a seguir mis sueños independientemente de qué tan lejanos o complejos pudiesen parecer y por respaldar con firmeza todas mis decisiones.

Índice

<i>I. Resumen</i>	1
<i>I. Abstract</i>	2
<i>II. Introducción</i>	3
<i>III. Justificación</i>	8
<i>IV. Objetivo general</i>	8
<i>V. Objetivos particulares</i>	8
<i>VI. Métodos</i>	9
<i>VI.I. Diseño experimental</i>	9
<i>VII. Análisis estadístico</i>	13
<i>VIII. Resultados</i>	13
<i>IX. Discusión</i>	17
<i>X. Referencias bibliográficas</i>	21

I. Resumen

Los ecosistemas acuáticos son un importante reservorio para la biodiversidad, proveen de diferentes servicios a los humanos y tienen una alta tasa de endemismo. Estos ecosistemas son sumamente vulnerables por la fragmentación, la contaminación, la sobreexplotación, la introducción de especies invasoras y el calentamiento global. La conducta es la respuesta inmediata que las especies modifican para contrarrestar los cambios en el ambiente. Dejar rápidamente un refugio podría generar beneficios como encontrar pareja o localizar comida más rápido. En este trabajo, investigué en condiciones de laboratorio, la latencia de salida de un refugio y la latencia para encontrar alimento del nativo Tiro de dos rayas (*Skiffia bilineata*) cuando se incrementa la temperatura y coexiste con el invasor Guppie (*Poecilia reticulata*). Mis resultados son los primeros en mostrar que los peces nativos podrían beneficiarse de asociarse con invasores saliendo más rápido de un refugio y ubicando más rápido alimento cuando las temperaturas incrementan, considerando las predicciones de incremento de temperatura, los nativos Tiro de dos rayas se encontrarían en el extremo de su tolerancia térmica. Aunque la evidencia de los resultados positivos de las invasiones biológicas está aumentando, se deben realizar más investigaciones para comprender si los beneficios para los nativos son temporales, lo que posiblemente haga que las invasiones biológicas sean menos evidentes durante las primeras etapas.

I. Abstract

Aquatic ecosystems are an important reservoir for biodiversity, they provide different services to humans and contain a high rate of endemism. These ecosystems are highly threatened by fragmentation, pollution, overexploitation, the introduction of invasive species and global warming. Behaviour is the immediate response that species modify to counteract changes in their environment. Quickly leaving a shelter could lead to benefits like finding a mate or locating food faster. I investigated the latency to exit a refuge and to locate food of the native Twoline skiffia (*Skiffia bilineata*) when increasing temperature and coexisting with invasive Guppies (*Poecilia reticulata*). My results are the first to show that native fish could increase their association with invaders by leaving a refuge more quickly and locating food more quickly when temperatures increase, considering the predictions of temperature increase, but they would find themselves at the extreme of their thermal tolerance. Although the evidence of positive outcomes from biological invasions are mounting, further research should be carried out to understand if benefits for natives are temporary, possibly making biological invasions less evident during the first stages.

II. Introducción

Los ecosistemas acuáticos son esenciales para la biodiversidad y especialmente para los humanos porque proveen de servicios ecosistémicos y albergan una riqueza biológica importante (Green et al., 2015). Sin embargo, los ecosistemas de agua dulce y marinos experimentan severas amenazas a nivel de ecosistema y especialmente para algunas especies (Boteler, 2017), cubren el 1% de la superficie del mundo y contienen el 7% de los 1.8 millones de especies descritas, de los cuales el 40% son peces (Downing, 2014; Levêque et al., 2007). A pesar de la importante significancia para la biodiversidad global, las actividades humanas han degradado los ecosistemas de agua dulce, dando lugar a una crisis de extinción (Lewis, 2006). Se estima que la mitad de todos los humedales de agua dulce, excluyendo lagos, ríos y reservorios, se han perdido desde 1900 (Toth, 2003). Además, el reciente cambio climático favorece otras amenazas de los sistemas de agua dulce, facilitando la eutroficación y contaminación (Keegan et al., 2022).

Las invasiones biológicas y el calentamiento global se reconocen cada vez más entre las principales amenazas a la biodiversidad, especialmente en los ecosistemas de agua dulce. Estos procesos a menudo se consideran variables independientes, aunque pueden actuar sinérgicamente (Flory et al., 2022; Kolar & Lodge, 2000). Es muy probable que el cambio climático amplifique los efectos adversos de las especies invasoras a través de una variedad de mecanismos diferentes (Malhi et al., 2022). Por ejemplo, se espera que el incremento de las temperaturas aumente el rango potencial de distribución de especies exóticas de aguas cálidas que escaparon o fueron liberadas de las granjas acuícolas (Lodge et al., 2000; Padilla & Williams, 2004). Las especies tropicales habitan lugares donde la temperatura ambiental se mantiene estable durante la mayor parte del año (Huey et al., 2009), lo que las hace especialmente vulnerables a las predicciones del calentamiento global (Pedersen et al., 2021).

Las actividades humanas provocan cambios en el medio ambiente condicionando la dinámica poblacional, la supervivencia y dispersión de las especies y

su relación con el medio (Berger-Tal & Saltz, 2016). El comportamiento es la respuesta inmediata que las especies modifican para contrarrestar los cambios en su entorno (Krause & Ruxton, 2002; Parmesan, 2006). Una conducta relevante al estudiar perturbaciones en el medio sobre las especies animales es la tendencia al comportamiento de riesgo, por ejemplo, abandonar rápidamente un refugio podría tener beneficios como encontrar pareja o encontrar comida más rápido (Réale et al., 2007). Por otro lado, el comportamiento arriesgado también podría ser perjudicial, los organismos más audaces podrían tener un mayor riesgo de depredación (Rands et al., 2003). Sin embargo, en entornos cambiantes, el comportamiento de toma de riesgos podría mejorar las posibilidades de supervivencia al brindar a los organismos la oportunidad de localizar nuevas fuentes de recursos que están disminuyendo en calidad o que ya no están disponibles (Luttbeg & Sih, 2010).

La familia Goodeidae (*Cyprinodontoidei*) es endémica del Centro de México, está compuesta por 19 géneros y 47 especies (Fricke et al., 2018). Alrededor de 36 especies de la subfamilia Goodeinae se consideran en peligro de extinción, incluida mi especie focal: Tiro de dos rayas (*Skiffia bilineata*, Fig. 1). Esta especie ha sufrido extinciones locales en más del 50% de los sitios donde se reportó previamente (De La Vega-Salazar et al., 2003). La disminución de las poblaciones de goodeidos se ha atribuido en parte a la invasión de Guppies (*Poecilia reticulata*, Fig. 2) (Gesundheit & Macías Garcia, 2018; Magurran, 2009).

El Tiro de dos rayas (*Skiffia bilineata*) — es un pez de agua dulce endémico del centro de México (Domínguez-Domínguez et al., 2008), habitan en sistemas fluviales de agua dulce tranquilos, fangosos, poco profundos y comúnmente lentos, en profundidades de hasta un metro con vegetación densa (Koeck, 2019). Esta especie se encuentra entre los goodeidos más pequeños. Son sexualmente dimórficos: las hembras pueden medir hasta 42 mm y presentar un patrón de coloración violáceo-azul-amarillento en la panza mientras que los machos son unos 3 mm más pequeños y presentan un patrón de 8 a 9 líneas negras verticales además de tener partida la aleta anal (Miller et al., 2005). El rango de temperatura óptimo del Tiro de dos rayas es de

19° a 22 °C (Ornelas-Garcia et al., 2012). Sin embargo, este pez puede experimentar temperaturas que oscilan entre los 5.9° y los 26.4 °C durante todo el año (datos no publicados de M. Camacho Cervantes de un cuerpo de agua dentro de su distribución nativa en Michoacán, México).



Figura 1. Pareja de Tiro de dos rayas, del lado derecho se puede observar un macho, y del lado izquierdo una hembra.

El Guppie (*Poecilia reticulata*) es un pez exótico invasor de agua dulce de la familia Poeciliidae, originario de Trinidad, Guyana, Venezuela y Surinam (Magurran, 2005). En la naturaleza, los Guppies viven en hábitats acuáticos que van desde estanques, canales o lagos altamente turbios hasta prístinos (Lawal et al., 2012). Los Guppies son omnívoros y tienen un fuerte dimorfismo sexual; las hembras alcanzan una longitud corporal de alrededor de 40 mm y hasta 60 mm además de ser pardas, mientras que los machos pueden alcanzar hasta 40 mm, además de presentar una coloración compuesta principalmente de manchas amarillas, naranjas y negras (Magurran, 2005). Su tolerancia térmica es amplia, pueden sobrevivir desde los 12°C hasta los 39.6 °C (Fujio et al., 1990; Grinder et al., 2020).



Figura 2. Guppies, del lado inferior se puede observar dos hembras y del lado superior un macho.

Los Tiro de dos rayas socializan con los invasores Guppies y se ha probado que su presencia afecta negativamente el comportamiento de forrajeo (Camacho-Cervantes et al., 2019) y el comportamiento reproductivo por la interferencia de parte de los Guppies (Valero et al., 2008). Por otro lado, investigaciones de las interacciones sociales heterospecíficas sugieren que los Guppies invasores y godeidos podrían beneficiar a los Guppies (Camacho-Cervantes et al., 2014, 2015; Gesundheit & Macías Garcia, 2018; Magurran, 2009; Santiago-Arellano et al., 2021). Sin embargo, hasta donde sabemos, únicamente Valero et al. (2008) y Camacho-Cervantes et al. (2019) han investigado las interacciones sociales y el comportamiento de Guppies y godeidos nativos.

Los Tiro de dos rayas y los Guppies comparten cuerpos de agua en el centro de México (Fig. 3). Las predicciones de aumento de temperatura para el estado de Michoacán, que se encuentra dentro del rango de distribución de los Tiro de dos rayas, proyectan que la temperatura anual podría aumentar 1.4 °C para 2030, 2.2 °C para 2060 y 3.6 °C para 2090 (Sáenz-Romero et al., 2010). Además, los registros muestran rangos de temperatura media anual para un área cercana (Cuitzeo, Michoacán) de 14° a 18°C,

con extremos de 35°-40°C hasta 0°-10°C; los valores más bajos ocurren en elevaciones más altas al menos una vez al año (Soto-Galera et al., 1999). Dado que los goodeidos se enfrentan tanto a las invasiones biológicas como al cambio climático, estudiar su comportamiento es oportuno y valioso para comprender los mecanismos detrás de la disminución de su población.



Figura 3. Diagrama de la distribución del Tiro de dos rayas (*Skiffia bilineata*) en México.

III. Justificación

Los ecosistemas acuáticos, soportan una gran variedad de especies, muchas de las cuales se están perdiendo por la perturbación de sus hábitats y el aumento de temperatura en las últimas décadas. Como respuesta, ha surgido la necesidad de comprender el papel que desempeña el comportamiento en las interacciones heterospecíficas y el cambio de temperatura. El propósito de realizar experimentos con un gradiente de temperatura es conocer cómo la temperatura y la presencia de un invasor pueden influir en el desempeño de una especie nativa, endémica al hacer una actividad vital como lo es encontrar alimento. Los resultados derivados de este proyecto podrían generar información útil al momento de realizar planes de manejo que permitan considerar los posibles escenarios del cambio climático y con esto poder conservar a las especies nativas en cuerpos de agua dulce.

IV. Objetivo general

Determinar si el gradiente de temperatura y presencia de un invasor interferirán en la latencia para encontrar comida en el pez nativo *Skiffia bilineata*.

V. Objetivos particulares

- Determinar si el gradiente de temperatura influye en la latencia para salir de un refugio en el pez nativo *Skiffia bilineata*
- Determinar si la presencia de un pez invasor interfiere en la latencia encontrar comida en el pez nativo *Skiffia bilineata*

VI. Métodos

VI.I. Diseño experimental

Los experimentos se realizaron en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología en la UNAM, desde septiembre 3 del 2021 hasta el 28 de marzo del 2022. Los Tiro de dos rayas fueron colectados de una poza al aire libre del Instituto de Ecología, UNAM, y originalmente fueron colectadas en un río en el 2000 en Michoacán (19° 52' 11" N, 100° 58' 22" W), y los Guppies fueron colectados en Hidalgo (20° 30 '25" N, 99° 14' 44" W) en 2019. Después de la colecta, todos los peces fueron transportados al laboratorio en bolsas con aire, Pentabiocare®, sal y zeolita. Pentabiocare® es un acondicionador coloidal de alto rendimiento con alta concentración de Tiamina (vitamina B y algunas vitaminas antineuríticas). Esta solución tiene la propiedad de proteger a los peces del estrés, durante las etapas de colecta, el transporte, la captura y durante el periodo de adaptación a las condiciones del nuevo acuario.

Los peces se mantuvieron en el acuario por tres semanas previas a los tratamientos, separados en peceras stock de (40 L) por especie, se mantuvieron alrededor de 25 a 30 peces por pecera. Las peceras fueron rellenas con agua madurada, usando un aireador por seis días para declorar el agua y después ser usada en el acuario. El agua del acuario fue tratada con Pentabiocare® (dos gotas por litro). Previo a las observaciones, los peces fueron separados en parejas dependiendo la condición social que se fuera a probar. Cada pecera en la sección de almacenamiento tenía una capacidad de 20 L, contenía agua purificada con un filtro, agua madurada, grava en el fondo, un calentador y plantas plásticas. El fotoperiodo durante el experimento fue de 12L:12D, usando una lámpara led (Microlite® 7W, ~620 lm) para cada pecera.

Para los experimentos seleccioné las temperaturas 18 °C y 23 °C con la finalidad de observar los extremos descritos en el rango de temperatura óptimo, y elegí 28 °C como el escenario de calentamiento global, el cuál es coincidente con las predicciones

de incremento de temperatura. 3.6 °C para el área de distribución de los Tiro (Sáenz-Romero et al., 2010). Los peces se mantuvieron una semana en cada escenario de temperatura: 18, 23 y 28 °C después de coleccionar los datos. La temperatura del acuario se mantiene usualmente a 22 °C (± 1 °C), pero para propósitos de este experimento, fue bajando un grado cada día hasta llegar a 18 °C, usando un aire acondicionado MIDEA®. Las peceras de almacenamiento fueron aisladas visualmente unas de otras, los individuos usados fueron separados dos semanas antes de la observación para evitar los efectos de la familiaridad (Fig. 4) (Griffiths & Magurran, 1997). Los peces fueron alimentados diariamente con hojuelas comerciales (Biomaa®). Las temperaturas altas fueron calibradas usando calentadores (Termojet Ecothermal 50 W Lomas®).

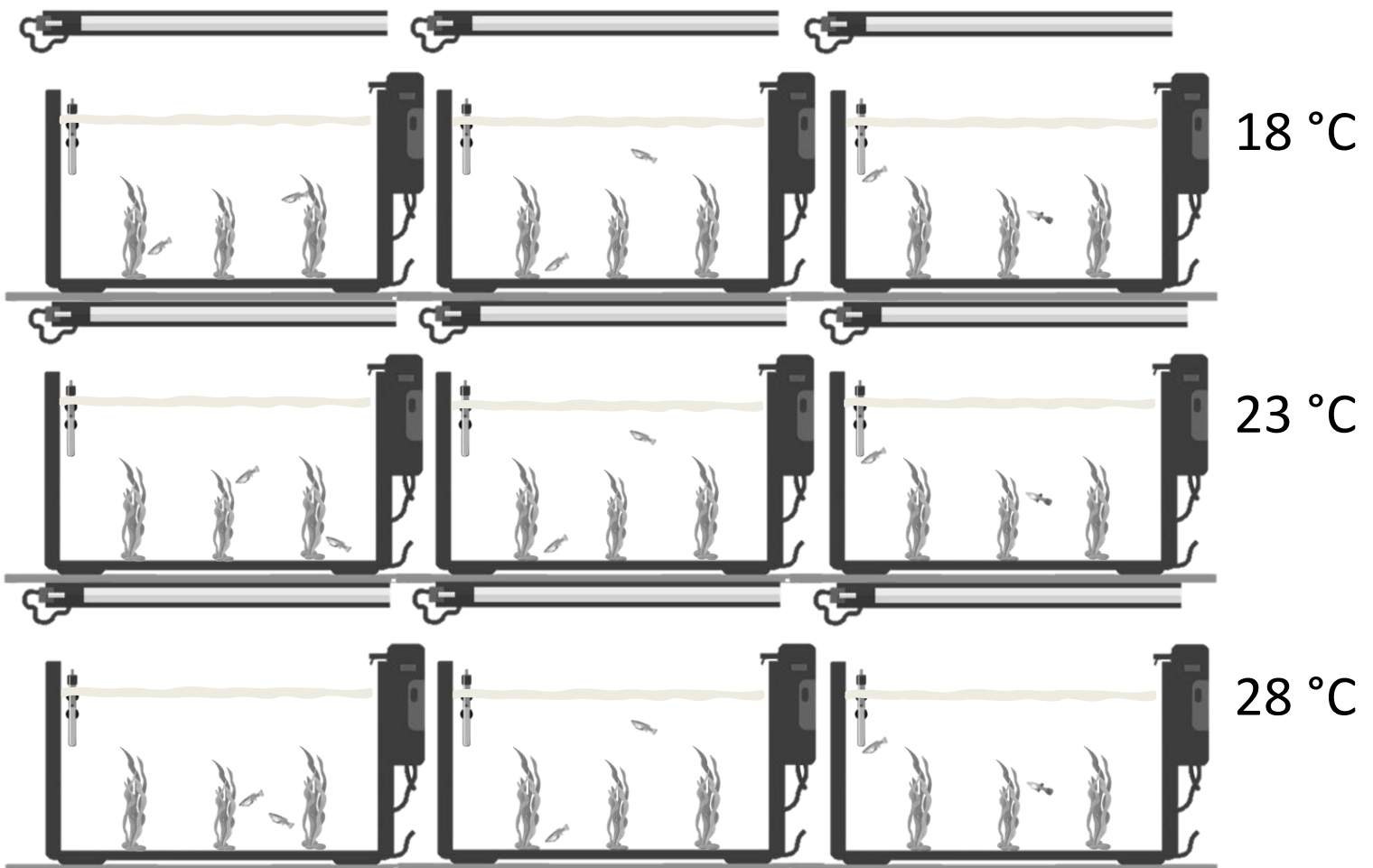


Figura 4. Peceras de almacenamiento.

Hice pruebas piloto con la finalidad de explorar la tolerancia térmica de los Tiro de dos rayas y observé que a 30 °C se veían aletargados, hiperventilando y permanecían en el fondo de la pecera, por lo tanto mantuve el escenario mayor de temperatura a 28 °C. Consideré tres diferentes condiciones sociales: (1) focal Tiro de dos rayas solo, (2) focal Tiro de dos rayas acompañado de un conoespecífico, y (3) focal Tiro de dos rayas acompañado de un Guppie. Los peces fueron asignados a una condición social y se probaron en los tres diferentes escenarios de temperatura, diseño de medidas repetidas (Fig. 5). Para evitar el comportamiento sexualmente motivado, solamente utilicé peces adultos hembras. Además, por lo menos en Guppies, las hembras son las que dedican más tiempo a forrajear (Sievers et al., 2012).

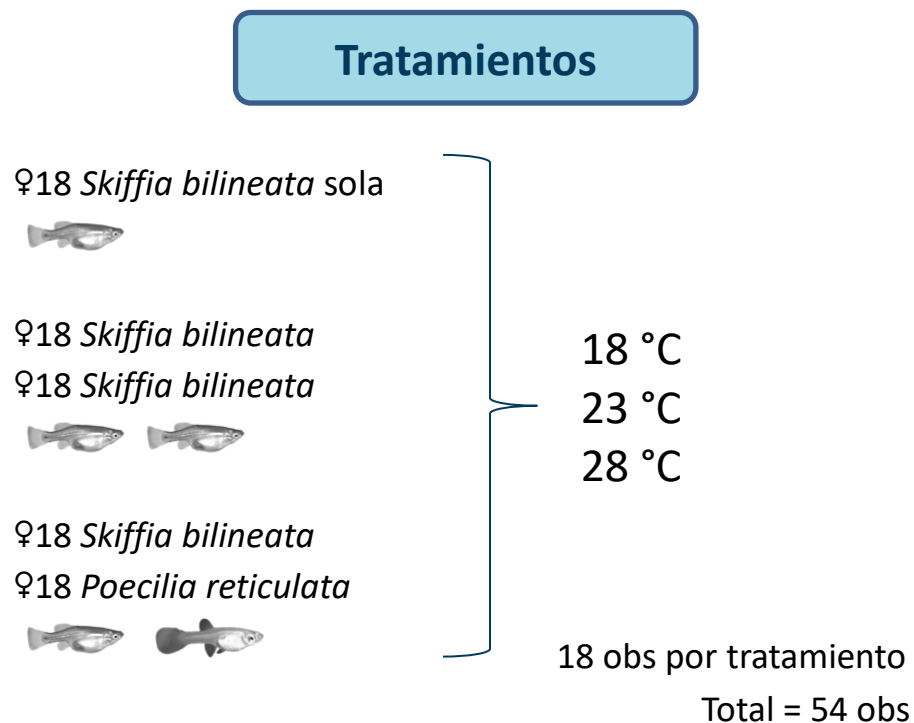


Figura 5. Desglose de tratamientos

Previo a la observación, una hojuela de alimento comercial de ~2 cm² fue colocada en el área opuesta al refugio, se fue rotando la esquina en la que se ponía la hojuela para evitar efecto de confusión debido a un sitio específico. Las observaciones comenzaron cuando el focal Tiro de dos rayas y la compañera en caso de que la observación fuera de una pareja, fueron gentilmente liberados en el área de refugio.

Medí la latencia de emergencia de un refugio, definida como el tiempo total que le toma al focal Tiro de dos rayas salir completamente del área de refugio y la latencia para encontrar alimento, definida como el tiempo que le toma salir de un refugio y encontrar el alimento. Considere que los peces estaban fuera del refugio cuando se encontraban a un cuerpo de distancia de la línea final del refugio. Las observaciones duraron hasta que los peces salieron del refugio y encontraron el alimento o hasta 15 minutos en el caso de que las Tiro de dos rayas no salieran del refugio o no localizaran el alimento. Utilicé peceras de observación de 40 L de vidrio transparente para probar los diferentes escenarios de temperatura. Se colocaron plantas de plástico simulando un área de refugio en un extremo de la pecera y del otro lado fue colocado el alimento (Fig. 6). Las tres peceras de observación eran idénticas, los restos de hojuela consumida entre observación y observación se removieron y las peceras se vaciaron a la mitad y rellenaron después de cada observación para asegurarnos de que no quedarán residuos de comida previo a cada observación.

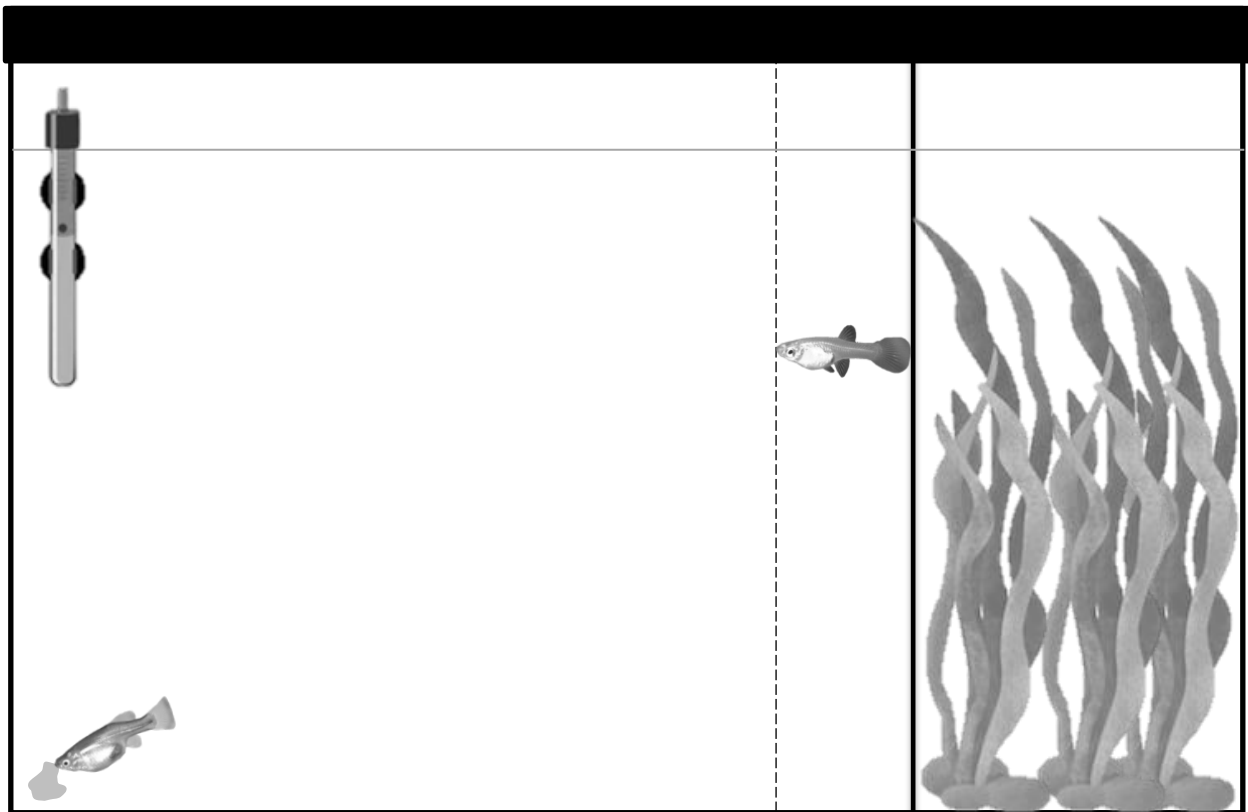


Figura 6. Pecera de observación

VII. Análisis estadístico

Las diferencias entre el focal Tiro de dos rayas en la latencia para salir de un refugio y localizar alimento en los diferentes escenarios de temperatura y condiciones sociales se analizaron mediante pruebas de modelos de efectos mixtos lineales generalizados (glmer) con la paquetería de R "lme4" (Bates et al., 2011). En el modelo para la frecuencia de variables de salida del refugio y encontrar alimento, especifiqué una distribución binomial (emerge primero o no, encuentra el alimento o no). En el modelo para el tiempo que le toma salir del área de refugio y el tiempo que le toma encontrar el alimento, especifiqué una distribución Poisson porque es una variable de conteo en segundos. En todos los modelos, se incluyeron la identificación por número del focal Tiro de dos rayas y se le agregó el factor aleatorio, esto lo repetí en los diferentes escenarios de temperatura. Realizamos análisis post hoc utilizando la función "glht" especificando "Tukey" del paquete "multcomp" (Bretz et al., 2016). Todos los análisis se corrieron con la plataforma RStudio (R. Core Team, 2020).

VIII. Resultados

En esta investigación encontré un efecto de la temperatura en el número de veces que los Tiro de dos rayas salieron del refugio (glmer: $|Z|_{2,18} > 2.38$, $p < 0.049$), lo hicieron más veces a 28°C que a 18°C (glht: $|Z|_{2,18} = 2.38$, $p = 0.432$), no hubo diferencias ni entre 18°C y 23°C (glht: $|Z|_{2,18} = 1.97$, $p = 0.115$) ni entre 23°C y 28°C (glht: $|Z|_{2,18} = 0.99$, $p = 0.573$). Por otro lado, las condiciones sociales no tuvieron efecto en esta variable (glmer: $|Z|_{2,18} < 1.12$, $p > 0.263$), y no hubo interacción entre los escenarios de temperatura y las condiciones sociales (glmer: $|Z|_{2,18} < 0.54$, $p > 0.59$).

Las condiciones sociales afectaron la latencia (tiempo en segundos) de los Tiro de dos rayas para salir del área de refugio (glmer: $|Z|_{2,10-18} > 2.13$, $p > 0.034$, figura 7A), hubo un efecto de la temperatura (glmer: $|Z|_{2,10-18} > 18.46$, $p < 0.001$, figura 7A) y hubo interacción entre los escenarios de temperatura y condiciones sociales (glmer: $|Z|_{2,3-14} > 3.68$, $p < 0.001$, figura 7A). Los Tiro de dos rayas salieron del área de refugio más rápido a medida que aumentaba la temperatura (glht: $|Z|_{2,3-14} = 7.81$, $p < 0.001$, figura 7A).

A 18°C y 23°C, las Tiro de dos rayas salieron más rápido del área de refugio cuando estaba con sus congéneres y a 28°C más rápido cuando estaba con Guppies (Fig. 7A).

En cuanto al número de veces que las Tiro de dos rayas localizaron el alimento después de salir del área de refugio, no tuvieron efecto ni las condiciones sociales ni el tiempo (glmer: $|Z|_{2,18} < 1.6$, $p > 0.101$, Tabla 1). No hubo interacción entre los escenarios de temperatura y las condiciones sociales (glmer: $|Z|_{2,18} < 1.88$, $p > 0.06$, Tabla 1). Las condiciones sociales no tuvieron efecto en la latencia del Tiro de dos rayas para localizar comida (glmer: $|Z|_{2,3-14} < 1.92$, $p > 0.055$, Fig. 7B), hubo un efecto de la temperatura (glmer: $|Z|_{2,3-14} > 3.69$, $p < 0.001$, Fig. 7B) y hubo interacción entre los escenarios de temperatura y las condiciones sociales (glmer: $|Z|_{2,3-14} > 7.47$, $p < 0.001$, figura 7B). El Tiro de dos rayas localizaba el alimento más rápido a 28°C que a 18°C (glht: $|Z|_{2,3-14} = 2.74$, $p = 0.016$, figura 7B), más rápido a 23°C que a 18°C (glht: $|Z|_{2,3-14} = 3.67$, $p < 0.001$, Fig. 7B) y no hubo diferencias entre 23°C y 28°C (glht: $|Z|_{2,3-14} = 1.17$, $p = 0.468$, Fig. 7B). A 18°C y 23°C, las Tiro de dos rayas con heteroespecíficos tardaron más en localizar alimento, mientras que a 28°C tardaron menos (Fig. 7B).

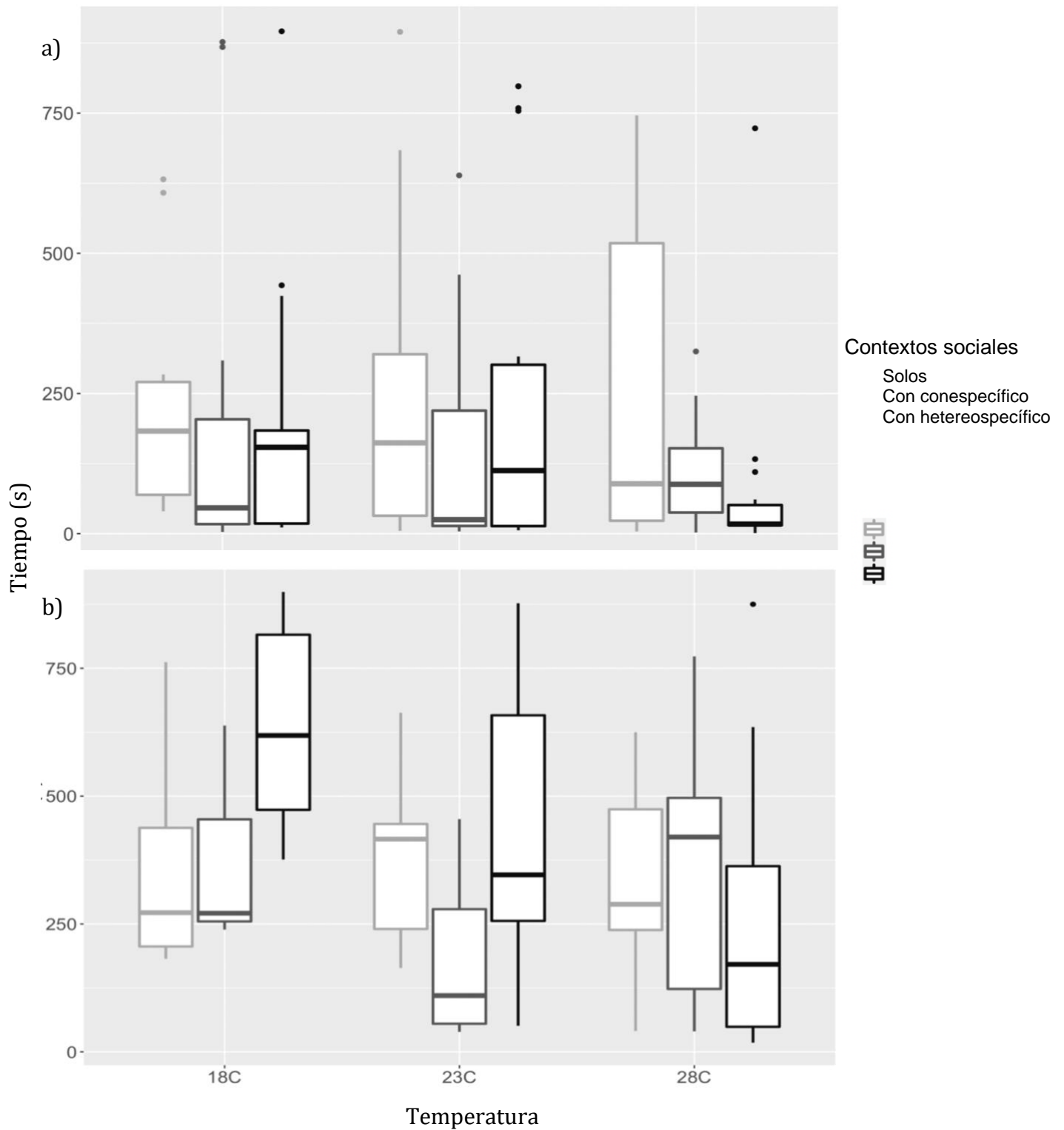


Fig. 7. (a) La latencia de emergencia (Tiempo en segundos) del Tiro de dos rayas difirió entre los tratamientos. Tardaron más en salir del refugio cuando estaban solos que cuando estaban acompañados **(b)** La latencia para localizar el alimento (Tiempo en segundos) entre tratamientos fue diferente. Los Tiro de dos rayas tardaron más en localizar comida cuando estaban solos que cuando estaban acompañados. Para ambos paneles, las líneas centrales de los diagramas de caja representan la mediana, la parte superior e inferior de las cajas representan los percentiles 25 y 75, mientras que los puntos son valores atípicos.

Table 1. Proporción de veces que los focales salieron del refugio y proporción de focales que salieron del refugio y localizaron alimento. Los Tiro de dos líneas se representan en gris y los Guppies en blanco.

		TRATAMIENTO	18 °C	23 °C	28 °C
SALIDA DE REFUGIO			10/18	15/18	17/18
			16/18	16/18	18/18
					
LOCALIZACIÓN ALIMENTO					
			14/18	18/18	17/18
LOCALIZACIÓN ALIMENTO			4/10	6/15	8/17
					
			3/16	5/16	11/18
			6/14	14/18	14/17

IX. Discusión

Los Tiro de dos rayas emergieron del refugio más veces a 28 °C que a 18 °C ya sea solas o con otro pez (conespecífico o heteroespecífico). Tenían una latencia de emergencia del refugio más corta cuando se encontraban a altas temperaturas. Sin embargo, a 18 °C y 23 °C, los Tiro de dos rayas salieron más rápido cuando estaban con un conespecífico, pero a 28 °C eran más rápidas con Guppies. Los Tiro de dos rayas localizaron el alimento el mismo número de veces en los diferentes escenarios y condiciones sociales, pero lo encontraban más rápido conforme la temperatura incrementó. Aún así eran más lentos para hacerlo cuando estaban con otros Tiro de dos rayas a 18°C y 23°C y más rápidos a 28°C cuando estaban con Guppies.

Los seres vivos tienen un rango de temperatura óptimo, en el caso de los peces algunos pueden detectar cambios ambientales de 1.5 °C (Krause et al., 1998). Este último no es el caso del comportamiento de los Tiro de dos rayas; encontramos que tanto para la latencia para salir del refugio como para localizar alimento, los peces se comportaron de manera similar en las temperaturas adyacentes probadas (por ejemplo, entre 18 y 23 °C, o entre 23 y 28 °C pero si hubo diferencias entre 18 y 28 °C). Esto es similar a lo que se encontró para otra especie de goodeido (*Girardinichthys multiradiatus*), sus diferencias de comportamiento se encontraron en temperaturas separadas por al menos 4 °C (Ramírez Carrillo & Macías Garcia, 2015). *Girardinichthys multiradiatus* se veía estresado a 28 °C mientras que en el presente estudio el Tiro de dos rayas presentó señales de estrés hasta los 30 °C. Por otro lado, la temperatura máxima crítica de los Guppies se encontró en 39,6 °C (Grinder et al., 2020), lo que les otorga un mayor rango de adaptación a los escenarios cambiantes del calentamiento global. Si se mantiene el escenario de calentamiento actual en el rango de distribución del Tiro de dos rayas (Sáenz-Romero et al., 2010), los goodeidos podrán sobrevivir pero estarían cerca de su límite térmico superior, mientras que los Guppies permanecerán dentro del suyo, capaces de seguir realizando sus actividades vitales.

La tolerancia térmica y la plasticidad de las especies invasoras tienden a ser más altas que las de las nativas (Devin & Beisel, 2007; Vilizzi et al., 2021). Un experimento llevado a cabo con el pez mosquito invasor (*Gambusia holbrooki*) y la carpa de dientes ibérica endémica (*Aphanius iberus*) demostró que a temperaturas más altas, los peces mosquito invasores son más capaces de desplazar competitivamente a los nativos a través de la agresión y una búsqueda de alimento más eficiente (Carmona-Catot et al., 2013). De manera similar, las poblaciones de *G. multiradatus* en las lagunas de Zempoala en México han cambiado su temporada de reproducción a los meses más fríos después de enfrentar el aumento de las temperaturas y la invasión de vivíparos de dos manchas (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) (Ramírez Carrillo & Macías García, 2015). En estas dos lagunas, los aumentos de temperatura y las invasiones biológicas actúan sinérgicamente. Este fenómeno se conoce como "apretón térmico" ("thermal squeeze" en inglés), el desplazamiento de la fauna autóctona a áreas o estaciones restringidas donde/cuando la temperatura está dentro de sus rangos térmicos (Walker et al., 2019). Se ha reconocido que esto sucede en otros taxones, por ejemplo, el aumento de las temperaturas invernales en Aotearoa, Nueva Zelanda, ha afectado al Haya nativa de montaña (*Fuscospora cliffortioides*) al tiempo que permite que las ratas de barco (*Rattus rattus*) invadan áreas que antes eran demasiado frías para ellas (Harris et al., 2022). Sin embargo, contrario a mi hipótesis, el nativo Tiro de dos rayas podría derivar beneficios al adoptar una mayor tendencia a comportamientos de riesgo al salir más rápidamente del refugio a medida que aumenta la temperatura. Además, este beneficio mejoró cuando los Guppies invasores los acompañaron.

El estudio del continuo tímido-audaz se ha centrado en el equilibrio positivo de la compensación entre ganancias y pérdidas, como las oportunidades de alimentación o apareamiento frente al riesgo de depredación (Ólafsdóttir & Magellan, 2016; Wilson, 1994). Por lo tanto, la variación en la audacia está impulsada por este equilibrio y, como tal, se ve afectada por la tasa metabólica (Krause et al., 1998), la privación de alimentos (Godin & Smith, 1988) y la percepción del riesgo de depredación (Coleman & Wilson, 1998). Dado que mi estudio presenta beneficios potenciales derivados de ser más audaces cuando están presentes los invasores y a temperaturas más altas, considero

que se deben realizar más investigaciones sobre los resultados adversos que estas interacciones podrían traer al Tiro de dos rayas en periodos de tiempo mayores y con respecto a su fisiología.

La mayoría de los estudios sobre invasiones biológicas se centran en los resultados adversos para las especies nativas (Vimercati et al., 2020). Sin embargo, se sabe poco sobre los efectos positivos que podrían derivarse de su presencia (Braga et al., 2018; Hernández-Brito et al., 2020; Rodríguez, 2006). Una revisión realizada por Vimercati *et al.* (2020) muestra que, aunque la evidencia de impactos negativos es mayor, los resultados positivos están aumentando. Por ejemplo, la cotorra monje (*Myiopsitta monachus*) es el único loro invasor que construye nidos comunales, lo que resulta en una defensa colectiva entre nativos e invasores contra los depredadores (Hernández-Brito et al., 2020, 2021). Mi estudio es el primero en encontrar que los peces nativos podrían beneficiarse de un aumento de temperatura y asociaciones con invasores.

Las especies han evolucionado a lo largo de los años para adaptarse particularmente a las condiciones de sus distribuciones nativas (Gesundheit & Macías Garcia, 2018; Gilbert et al., 2017). El calentamiento global es un fenómeno actual que crece cada año y que podría disminuir la abundancia de biota acuática (Pörtner et al., 2022); se espera que este último, junto con las invasiones biológicas, amenace sinérgicamente a las poblaciones nativas (Gesundheit & Macías Garcia, 2018). Inesperadamente para un pez que está en peligro de extinción, con una disminución de su población parcialmente atribuida a la invasión de Guppies, descubrí que, según las predicciones de calentamiento actuales para su área nativa, podrían beneficiarse tanto del calentamiento como de las asociaciones con los invasores al participar en un comportamiento de riesgo más fácilmente y localizando los alimentos más rápido. El presente trabajo sólo contempla hembras y para los machos esperaríamos encontrar comportamientos similares en los diferentes tratamientos, considerando que los machos tienden a presentar conductas exploratorias elevadas. Destacó la necesidad de seguir estudiando las interacciones entre las invasiones biológicas y el cambio climático

para comprender mejor la amenaza y los beneficios que representan para la biodiversidad. A corto plazo, los nativos podrían beneficiarse, pero esto podría enmascarar un resultado negativo a largo plazo.

X. Referencias bibliográficas

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., & Grothendieck, G. (2011). Package 'lme4.' *Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes. R Package Version, 1*(6).
- Berger-Tal, O., & Saltz, D. (2016). *Conservation behavior: Applying behavioral ecology to wildlife conservation and management* (Vol. 21). Cambridge University Press.
- Boteler, B. (2017). *The UN Ocean Conference-June 2017, Guidance to the ENVI Committee of the European Parliament*.
- Braga, R. R., Gómez, A., Heger, T., Vitule, J. R. S., & Jeschke, J. M. (2018). Invasional meltdown hypothesis. *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence, 1st Ed.; Jeschke, JM, Heger, T., Eds, 79–91*.
- Bretz, F., Hothorn, T., & Westfall, P. (2016). *Multiple comparisons using R*. CRC Press.
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., Deacon, A. E., Ramnarine, I. W., & Magurran, A. E. (2014). Association tendency and preference for heterospecifics in an invasive species. *Behaviour, 151*(6), 769–780. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003169>
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2015). Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour, 106*, 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.012>
- Camacho-Cervantes, M., Palomera-Hernandez, V., & García, C. M. (2019). Foraging behaviour of a native topminnow when shoaling with invaders. *Aquatic Invasions, 14*(3).

- Carmona-Catot, G., Magellan, K., & García-Berthou, E. (2013). Temperature-specific competition between invasive mosquitofish and an endangered cyprinodontid fish. *PLoS One*, *8*(1), e54734.
- Coleman, K., & Wilson, D. S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: Individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, *56*(4), 927–936.
- De La Vega-Salazar, M. Y., Avila-Luna, E., & Macías-García, C. (2003). Ecological evaluation of local extinction: The case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity & Conservation*, *12*(10), 2043.
- Devin, S., & Beisel, J.-N. (2007). Biological and ecological characteristics of invasive species: A gammarid study. *Biological Invasions*, *9*(1), 13–24.
- Domínguez-Domínguez, O., Zambrano, L., Escalera-Vázquez, L. H., Pérez-Rodríguez, R., & Pérez-Ponce de León, G. (2008). Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *79*(2), 501–512.
- Downing, J. A. (2014). Productivity of freshwater ecosystems and climate change. In *Global Environmental Change* (pp. 221–229). Springer Netherlands.
- Flory, S. L., Dillon, W., & Hiatt, D. (2022). Interacting global change drivers suppress a foundation tree species. *Ecology Letters*, *25*(4), 971–980.
- Fricke, R., Eschmeyer, W., & Van der Laan, R. (2018). Catalog of fishes: Genera, species, references. *California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA*
[Http://Researcharchive.Calacademy.Org/Research/Ichthyology/Catalog/Fishcatmain.Asp](http://Researcharchive.Calacademy.Org/Research/Ichthyology/Catalog/Fishcatmain.Asp).

- Fujio, Y., Nakajima, M., & Nagahama, Y. (1990). Detection of a low temperature-resistant gene in the guppy (*Poecilia reticulata*), with reference to sex-linked inheritance. *The Japanese Journal of Genetics*, 65(4), 201–207.
- Gesundheit, P., & Macías Garcia, C. (2018). The role of introduced species in the decline of a highly endemic fish fauna in Central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(6), 1384–1395.
- Gilbert, K. J., Sharp, N. P., Angert, A. L., Conte, G. L., Draghi, J. A., Guillaume, F., Hargreaves, A. L., Matthey-Doret, R., & Whitlock, M. C. (2017). Local adaptation interacts with expansion load during range expansion: Maladaptation reduces expansion load. *The American Naturalist*, 189(4), 368–380.
- Godin, J.-G. J., & Smith, S. A. (1988). A fitness cost of foraging in the guppy. *Nature*, 333(6168), 69–71.
- Green, P. A., Vörösmarty, C. J., Harrison, I., Farrell, T., Sáenz, L., & Fekete, B. M. (2015). Freshwater ecosystem services supporting humans: Pivoting from water crisis to water solutions. *Global Environmental Change*, 34, 108–118.
- Griffiths, S. W., & Magurran, A. E. (1997). Familiarity in schooling fish: How long does it take to acquire? *Animal Behaviour*, 53(5), 945–949.
- Grinder, R. M., Bassar, R. D., & Auer, S. K. (2020). Upper thermal limits are repeatable in Trinidadian guppies. *Journal of Thermal Biology*, 90, 102597.
- Harris, H. A., Kelly, D., Innes, J., & Allen, R. B. (2022). Invasive species and thermal squeeze: Distribution of two invasive predators and drivers of ship rat (*Rattus rattus*) invasion in mid-elevation Fuscospora forest. *Biological Invasions*, 1–13.

- Hernández-Brito, D., Blanco, G., Tella, J. L., & Carrete, M. (2020). A protective nesting association with native species counteracts biotic resistance for the spread of an invasive parakeet from urban into rural habitats. *Frontiers in Zoology*, *17*(1), 1–13.
- Hernández-Brito, D., Carrete, M., Blanco, G., Romero-Vidal, P., Senar, J. C., Mori, E., White, T. H., Luna, Á., & Tella, J. L. (2021). The role of monk parakeets as nest-site facilitators in their native and invaded areas. *Biology*, *10*(7), 683.
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Álvarez Pérez, H. J., & Garland Jr, T. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1664), 1939–1948.
- Keegan, L. J., White, R. S., & Macinnis-Ng, C. (2022). Current knowledge and potential impacts of climate change on New Zealand's biological heritage. *New Zealand Journal of Ecology*, *46*(1), 3467.
- Koeck, M. (2019). *Neotoca bilineata* . *The IUCN Red List of Threatened Species 2019:E.T191713A2000012*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T191713A2000012.en>.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2000). Freshwater nonindigenous species: Interactions with other global changes. *Invasive Species in a Changing World*, 3–30.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford University Press.
- Krause, J., Staaks, G., & Mehner, T. (1998). Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *Journal of Fish Biology*, *53*(2), 377–386.

- Lawal, M., Edokpayi, C., & Osibona, A. (2012). Food and feeding habits of the guppy, *Poecilia reticulata*, from drainage canal systems in Lagos, Southwestern Nigeria. *West African Journal of Applied Ecology*, 20(2), 1–9.
- Levêque, C., Oberdorff, T., PAUGy, D., Stiassny, M., & Tedesco, P. A. (2007). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. In *Freshwater animal diversity assessment* (pp. 545–567). Springer.
- Lewis, O. T. (2006). Climate change, species–area curves and the extinction crisis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1465), 163–171.
- Lodge, D. M., Taylor, C. A., Holdich, D. M., & Skurdal, J. (2000). Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: Lessons from Europe. *Fisheries*, 25(8), 7–20.
- Luttbeg, B., & Sih, A. (2010). Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3977–3990.
- Magurran, A. E. (2005). *Evolutionary ecology: The Trinidadian guppy*. Oxford University Press on Demand.
- Magurran, A. E. (2009). Threats to freshwater fish. *Science*, 325(5945), 1215–1216.
- Malhi, Y., Lander, T., le Roux, E., Stevens, N., Macias-Fauria, M., Wedding, L., Girardin, C., Kristensen, J. Å., Sandom, C. J., Evans, T. D., & others. (2022). The role of large wild animals in climate change mitigation and adaptation. *Current Biology*, 32(4), R181–R196.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., & Norris, S. M. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*.

- Ólafsdóttir, G. Á., & Magellan, K. (2016). Interactions between boldness, foraging performance and behavioural plasticity across social contexts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(11), 1879–1889.
- Ornelas-Garcia, C. P., Alda, F., Diaz-Pardo, E., Gutierrez-Hernandez, A., & Doadrio, I. (2012). Genetic diversity shaped by historical and recent factors in the live-bearing twoline skiffia *Neotoca bilineata*. In *JOURNAL OF FISH BIOLOGY* (Vol. 81, Issue 6, pp. 1963–1984). WILEY. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03456.x>
- Padilla, D. K., & Williams, S. L. (2004). Beyond ballast water: Aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(3), 131–138.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637–669.
- Pedersen, J. S. T., Santos, F. D., van Vuuren, D., Gupta, J., Coelho, R. E., Aparício, B. A., & Swart, R. (2021). An assessment of the performance of scenarios against historical global emissions for IPCC reports. *Global Environmental Change*, 66, 102199.
- Pörtner, H. O., Roberts, D. C., Adams, H., Adler, C., Aldunce, P., Ali, E., Begum, R. A., Betts, R., Kerr, R. B., Biesbroek, R., & others. (2022). *Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability*.
- R. Core Team. (2020). *2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: Available at: <https://www.R-Project.Org/>. [Google Scholar].

- Ramírez Carrillo, E., & Macías García, C. (2015). Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions*, 17(1), 245–256.
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M., & Johnstone, R. A. (2003). Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs. *Nature*, 423(6938), 432–434.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318.
- Rodriguez, L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8(4), 927–939.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Duval, P., St-Amant, R., Beaulieu, J., & Richardson, B. A. (2010). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change*, 102(3), 595–623.
- Santiago-Arellano, A., Palomera-Hernandez, V., & Camacho-Cervantes, M. (2021). Con- and Heterospecific Shoaling Makes Invasive Guppies More Risk Taking. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 156. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624245>
- Sievers, C., Willing, E.-M., Hoffmann, M., Dreyer, C., Ramnarine, I., & Magurran, A. (2012). Reasons for the invasive success of a guppy (*Poecilia reticulata*) population in Trinidad. *PloS One*, 7(5).
- Soto-Galera, E., Paulo-Maya, J., López-López, E., Serna-Hernández, J. A., & Lyons, J. (1999). Change in fish fauna as indication of aquatic ecosystem condition in Río

- Grande de Morelia–Lago de Cuitzeo basin, Mexico. *Environmental Management*, 24(1), 133–140.
- Toth, F. (2003). *Ecosystems and human well-being: A framework for assessment*. Island Press.
- Valero, A., Macías Garcia, C., & Magurran, A. E. (2008). Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters*, 4(2), 149–152.
- Vilizzi, L., Copp, G. H., Hill, J. E., Adamovich, B., Aislabie, L., Akin, D., Al-Faisal, A. J., Almeida, D., Azmai, M. A., Bakiu, R., & others. (2021). A global-scale screening of non-native aquatic organisms to identify potentially invasive species under current and future climate conditions. *Science of the Total Environment*, 788, 147868.
- Vimercati, G., Kumschick, S., Probert, A. F., Volery, L., & Bacher, S. (2020). *The importance of assessing positive and beneficial impacts of alien species*.
- Walker, S., Monks, A., & Innes, J. (2019). Thermal squeeze will exacerbate declines in New Zealand’s endemic forest birds. *Biological Conservation*, 237, 166–174.
- Wilson, P. W. (1994). Established risk factors and coronary artery disease: The Framingham Study. *American Journal of Hypertension*, 7(7_Pt_2), 7S-12S.